Linzer biol. Beitr.	44/2	1677-1696	28.12.2012

Das Komplexauge als phasenmodulierende Fresnel Zonensphäre mit vielen optischen Achsen

W. TIEFENBRUNNER, M. TIEFENBRUNNER, A. WAHRA & A. TIEFENBRUNNER

A b s t r a c t : The compound eye as phase modulating spherical Fresnel Zone Plate with many optical axes.

In the present paper the view is taken that imaging in the compound eye uses the same wave optical principles as a Fresnel Zone Plate, the manner of function of which differs completely from that of the usual lenses and parabolic mirrors. The construction of the latter makes it possible for rays emitted from a point-source object at a certain time and reaching the point image on different paths to arrive at the same time. Therefore, they are in phase and interfere constructively. On the contrary the Fresnel Zone Plate selects all the rays that arrive at the point image with a time difference that is a whole-number-multiple of one period of the light emitted. Therefore, they are in phase, too.

Proceeding from the Fresnel Zone Plate which collects light only in one optical axis, a hypothetical optical apparatus with many optical axes is designed that works in the same way and projects a correct image. It is shown that this optical apparatus – as far as matters stand – corresponds to a compound eye in all essential characters and dimensions. If the compound eye works as a spherical Zone Plate this would mean that the physical resolution of this type of eye is highly underestimated by current theory.

K e y w o r d s : compound eye, Fresnel Zone Plate, FZP, wave optics.

Einleitung

In seinem Artikel über die Physik des Sehens mit Komplexaugen kommt SNYDER (1979) beim Vergleich der Leistung von Linsenauge und Komplexauge – insbesondere das Auflösungsvermögen betreffend – zu folgendem für das Komplexauge vernichtenden Urteil: "Many compound eyes only occupy a small region of the head, e.g., mantids, which could be better replaced by two lens eyes of equal size. The smallest humming-birds have a head size equal to the head of large dragonflies, but their resolving power is ten times greater. Such observations make one wonder if the option for camera eyes was available to these animals."

Wer einer Gottesanbeterin oder einer Großlibelle ins Antlitz blickt, dem werden neben den Komplexaugen noch drei weitere, meist wohl ausgebildete Augen (Punktaugen oder Ocellen) auffallen, die ihrem Bauprinzip nach einfache Kameraaugen sind. Womit die Frage nach der "Verfügbarkeit" dieses Augentyps für Insekten geklärt wäre. Obwohl nach Snyders Ausführungen das Linsenauge in nahezu allen Bereichen dem Komplex-

auge zumindest ebenbürtig oder sogar deutlich überlegen sein soll, haben die Punktaugen der genannten Tiere für deren Sehvermögen aber nur eine sehr untergeordnete bzw. indirekte Bedeutung, wie physiologische Experimente zeigen und wie allein schon die Lage der Netzhaut relativ zum dioptrischen Apparat, die nur eine äußerst unscharfe Abbildung ermöglicht, vermuten lässt.

Gemäß der anerkannten Theorie zur Funktion des Komplexauges (MÜLLER 1826, EXNER 1891) dürfte das Auflösungsvermögen (Minimum seperabile) der Großlibellen bei einem halben bis einem Grad liegen (LABHART & NILSSON 1995). Freilandbeobachtungen vieler Ethologen sind allerdings schwer mit dieser Behauptung zu vereinbaren. KAESTNER (1972) gibt einerseits den günstigsten Ommatidienwinkel (der das Auflösungsvermögen bestimmt) von *Aeshna* sp. mit knapp einem Grad an, erwähnt aber auch, dass Individuen dieser Gattung aus fast 8 m Entfernung auf Objekte von Fliegengröße reagieren. Für einen Beobachter deckt ein Kreis von 12.5 cm Durchmesser aus 8 m Distanz einen Sichtbereich von einem Grad ab. Die projizierte Oberfläche des Fliegenkörpers macht etwa 0.2 % der Oberfläche dieses Kreises aus. Angenommen die Theorie gibt das Auflösungsvermögen der Komplexaugen korrekt wieder, müsste das Libellenauge auf sehr geringe Änderungen der Lichtintensität reagieren. Selbst mit dieser Hypothese bleibt aber die Beobachtung (MALZ & SCHRÖDER 1979) unerklärt, dass Großlibellen ihre Artgenossen auf eine Entfernung von etwa 8 m erkennen. Dazu muss nämlich das Bild des Artgenossen sicherlich durch mehrere Punkte repräsentiert sein – schätzungsweise durch zumindest 4 bis 8 – was auf ein Minimum seperabile von etwa 12’ bis 6’ hinweisen würde. JURZITZA (1988) schreibt sogar: "Es wurde berichtet, dass manche Großlibellen ihresgleichen auf 30-40 m Entfernung wahrnehmen können", schreibt aber nicht, wer dies berichtet hat. Stimmt diese Beobachtung, würde sie ein Auflösungsvermögen voraussetzen, das nahezu dem menschlichen entspricht.

Nun sind Freilandbeobachtungen meist wenig exakt. Ethologische Experimente haben aber ebenfalls Ungereimtheiten aufgedeckt, was HORRIDGE (1977) zu folgender Feststellung veranlasste: "In many small insects, which do not have room in their head for large eyes, the interommatidial angle can be as large as 10 degrees, yet a number of careful studies have shown that those insects can respond to detail subtending an angle as small as a tenth of the interommatidial angle. Part of the secret possibly lies in the fact that some insects may make use of the eye tremor to scan the visual world and sequentially build up a more detailed picture of it as a pattern in time instead of space." Diese Hypothese ist jedoch nicht stichhaltig. Wie sowohl HORRIDGE (1977) als auch SNYDER (1979) betonen, ist das Auflösungsvermögen des Komplexauges nicht nur physiologisch begrenzt – durch die Anzahl der rezeptorischen Elemente pro Sichtwinkel – sondern auch physikalisch – durch den Bau des dioptrischen Apparates, ähnlich wie das ja für alle optischen Instrumente gilt. Die physikalische Beschränkung lässt sich aber weder durch abscannen, noch durch Erhöhung der Rezeptorenzahl umgehen.

Was also bleibt, ist eine bedeutende Diskrepanz zwischen dem, was das Komplexauge gemäß der akzeptierten Theorie leisten dürfte und dem, was es möglicherweise tatsächlich zu leisten imstande ist. Schlimmer noch, lässt sich mit Hilfe dieser Theorie zeigen, dass die Konstruktion des Komplexauges so ziemlich die unsinnigste Problemlösung darstellt, wenn man davon ausgeht, dass es Aufgabe eines Auges ist, seine Umwelt möglichst detailreich darzustellen (KIRSCHFELD 1971, 1979).

Im vorliegenden Artikel soll untersucht werden, ob das Komplexauge möglicherweise

anders funktioniert, als allgemein angenommen (WARRANT & NILSSON 2006). Von EXNER (1891) bis heute wurde im allgemeinen postuliert, dass die geometrische Optik hinreichend ist, um die Funktion des Komplexauges zu beschreiben (Ausnahmen bilden z. B. die Überlegungen von FEYNMAN (1963) und anderer zum physikalischen Auflösungsvermögen und die Arbeit von STAVENGA (2006)). Hier soll nun analysiert werden, ob die prinzipielle Funktion des Komplexauges sich überhaupt geometrisch optisch korrekt beschreiben lässt, und (da wir finden werden, dass dies nicht der Fall ist) ob sich mittels Wellenoptik ein alternatives Verständnis für seine Funktion erkennen lässt.

Müller - Exner'schen Theorie der Komplexaugenfunktion

Unsere heutigen Vorstellungen darüber, wie das Komplexauge abbildet, gehen auf MÜLLER (1826) und EXNER (1891) zurück. Letzterer fasste zusammen: "Nach meinen Erfahrungen lassen sich die zusammengesetzten Augen ihrer optischen Wirkung nach in drei Typen theilen; alle entwerfen ein aufrechtes Netzhautbild, aber in verschiedener Weise. Zwei dieser Typen wirken dioptrisch, eine hauptsächlich katoptrisch. Die Netzhautbilder der beiden ersten Typen (…) will ich ihrer Entstehungsweise nach als das Appositionsbild und als das Superpositionsbild unterscheiden."

Aufbau

Auffälligstes Merkmal des Komplexauges ist die Facettierung, d.h. die Gliederung der Augenoberfläche in gleichmäßig sechseckige (gelegentlich auch quadratische) Felder (Cornealinsen), die äußerlich sichtbares Zeichen dafür ist, dass es sich aus mehr oder weniger zahlreichen "Einzelaugen" (Ommatidien) zusammensetzt. Jedes Ommatidium besitzt distal einen aus Cornealinse und Kristallkegel zusammengesetzten dioptrischen Apparat. Die kutikulare Cornealinse ist optisch inhomogen, der Kristallkegel kann optisch homogen sein, ist aber oftmals ebenfalls inhomogen. Der Kristallkegel wird seitlich von Pigmentzellen umgeben und optisch abgeschirmt. Proximal vom Kristallkegel befindet sich die aus mehreren Sinneszellen (meist mehr als 8) bestehende Retinula. Die Sinneszellen bilden häufig gemeinsam den lichtempfindlichen "Sehstab" (Rhabdom), der sich genau in der optischen Achse des dioptrischen Apparates befindet. Bei manchen Insekten ist das Rhabdom nicht fusioniert ("offen"); es bildet dann jede einzelne Sinneszelle ihr Rhabdom aus (z. B. manche Dipteren, Wasserwanzen und Lepidopteren). Das Rhabdom kann unmittelbar am Kristallkegel ansetzen (Appositionsauge) oder aber durch einen weiten, lichtdurchlässigen Zwischenraum von diesem getrennt sein (Superpositionsauge). Auch die Retinulazellen sind durch Pigmentzellen von den Retinulazellen benachbarter Ommatidien ganz oder teilweise abgeschirmt.

Appositionsauge

Beim Appositionsauge soll ein von den Pigmentzellen gebildeter "Pigmentmantel" das einzelne Ommatidium in seiner ganzen Länge vollständig umgeben und von den benachbarten Ommatidien optisch isolieren. Exner schreibt: "In der That hatte J. Müller erkannt, dass die sogenannten zusammengesetzten Augen aus einer großen Anzahl von Elementen bestehen, deren jedes, wir wollen es ein Facettenglied nennen, eine schwarz pigmentirte Röhre darstellt. Diese Röhren sind in radiärer Stellung auf einer mehr oder weniger

vollkommenen Halbkugel aufgesetzt. Was immer die Röhre sonst noch enthalten mag, wenn ihr Inhalt nur durchsichtig ist, so muss an der Oberfläche der Halbkugel ein, wenn auch unvollkommenes aufrechtes Bild eines äußeren Gegenstandes entworfen werden, denn es leuchtet ein, dass auf den Grund jeder Röhre nur Lichtstrahlen gelangen können, welche näherungsweise in der Richtung jenes Kugelradius einfallen, um welchen diese Röhre eben aufsitzt."

Natürlich ist die Funktion der "Röhre" – des Ommatidiums – in Wirklichkeit komplizierter: der dioptrische Apparat des einzelnen Ommatidiums entwirft in der Regel ein verkehrtes Bild; das Rhabdom, das dem Kristallkegel unmittelbar aufsitzt, perzipiert aber lediglich die in der optischen Achse einfallenden, unmittelbar an der Spitze des Rhabdoms gebündelten Lichtstrahlen und daher kann das Gesamtbild des Auges aufrecht sein. Da das Rhabdom optisch dichter ist als seine Umgebung, vermag es als Lichtleiter zu fungieren (was keine Besonderheit des Komplexauges ist; auch die Stäbchen und Zapfen der Wirbeltierretina sind optisch dichter als ihre Umgebung).

Das Appositionsauge soll sich also nach Exner durch folgende Merkmale auszeichnen: vollständige optische Isolierung benachbarter Ommatidien; keine Pigmentwanderungen im Auge (Exner betont, dass das Vorhandensein von Pigmentverschiebungen auf Belichtung im Zweifelsfalle ein Fingerzeig sein soll, dass man es mit einem Superpositionsbild zu tun hat; spätere Autoren widersprechen, weil Pigmentwanderung offenbar bei allen untersuchten Komplexaugen vorkommt); verkehrte Abbildung durch den dioptrischen Apparat des Einzelauges; die Rhabdomspitze befindet sich in nächster Nähe zur Kristallkegelspitze.

Da von diesen Charakteristika lediglich das letzterwähnte anatomisch leicht festzustellen ist, erfolgt die Zuordnung zum Typ Appositionsauge nach diesem Merkmal. Exner begründet dies auch damit, dass "ein Superpositionsbild nur möglich ist in Augen, in denen sich zwischen dem dioptrischen Apparat und der empfindlichen Schichte der Netzhaut eine dickere Lage durchsichtigen Gewebes in einer solchen Anordnung findet, dass ein Netzhautelement von Strahlen, die aus mehreren Kegelspitzen austreten, getroffen werden kann" und wenn eine solche Lage durchsichtigen Gewebes zwischen Kegelspitzen und distalem Rhabdomende nicht vorhanden ist, eben nur ein Appositionsbild entstehen kann, weil sonst die Rhabdome der freien Lichtausbreitung hinderlich wären.

Sind sie das aber tatsächlich? Das fusionierte Rhabdom besitzt einen Durchmesser von ca. 3 µm, das "offene" von 1.5 bis 1 µm. Die mittlere Wellenlänge des für viele Insekten sichtbaren Lichts liegt bei etwa 0.5 µm (viele Insekten haben eine in den UV-Bereich reichende Spektralempfindlichkeit). Gemäß Wellentheorie kann Licht genauso um einen Gegenstand herum gebeugt werden, wie Schall. Der Unterschied liegt lediglich in der Wellenlänge, die bei sichtbarem Licht wesentlich geringer ist, als bei hörbarem Schall. Dabei gilt annähernd:

(1) $x^2 \approx \lambda y,$

wenn λ die Wellenlänge des Lichts, y der Abstand vom Schatten erzeugenden Gegenstand und x der Wert ist, um den das Licht in den Schattenraum hineingebeugt wird. In jenem Abstand y, in dem x die Hälfte des Rhabdomdurchmessers beträgt, wirft das Rhabdom keinen Schatten mehr. Dieser Abstand y beträgt 4.5 µm vom Rhabdomzentrum des fusionierten Rhabdoms oder einen Rhabdomdurchmesser vom Rhabdomaußenrand (für die angenommene Wellenlänge von 0.5 µm und unter Vernachlässigung der Tat-

sache, dass die Wellenlänge im wässrigen Milieu des Auges etwas kürzer ist als in der Luft). Da die Rhabdome im distalen Bereich 20 µm und z. T. auch mehr auseinander liegen, beschatten sie sich nicht gegenseitig und das einzelne Rhabdom behindert die Lichtausbreitung genauso wenig, wie ein Baum die Schallausbreitung (allerdings führt die Lichtabsorption im Rhabdom zu einer Intensitätsminderung).

Auflösungsvermögen

Mit dem Auflösungsvermögen des Appositionsauges hat sich als Erster FEYNMAN (1963) umfassender beschäftigt. Das physiologische (oder **b**iologische) Auflösungsvermögen wird durch den Winkel φ_b zwischen den Sichtachsen zweier benachbarter Rezeptoren bestimmt (je kleiner dieser ist, desto größer die Auflösung). Da jedes Ommatidium nur einen Bildpunkt wahrnimmt – nämlich den, der genau in seiner optischen Achse liegt – entspricht φ_b dem Winkel, den die optischen Achsen unmittelbar benachbarter Ommatidien einschließen, bzw. dem Öffnungswinkel des Ommatidiums, also näherungsweise:

(2) $\varphi_b = d/r$,

wenn d der Durchmesser des Ommatidiums an der Augenoberfläche und r der lokale Augenradius ist (der Winkel φ_b muss dabei natürlich in Radiant angegeben sein).

Neben dem physiologischen gibt es auch noch ein physikalisches Auflösungsvermögen, das nicht durch die Rezeptorendichte, sondern durch den Bau des dioptrischen Apparates bedingt ist und seine Wurzel in der Wellennatur des Lichtes hat. Da alle Ommatidien optisch völlig isoliert sind, ist der Winkel φ_p, der dem **p**hysikalischen Auflösungsvermögen reziprok ist, näherungsweise durch

(3) $\varphi_p = \lambda/d$

gegeben (φ_p in Radiant). λ ist wieder die Wellenlänge des Lichts (wir vernachlässigen abermals, dass die Wellenlänge des Lichts im wässrigen Milieu des Auges etwas kürzer ist als in der Luft). Licht, das von einer punktförmigen Lichtquelle ausgeht, wird als Beugungsscheibchen abgebildet, und daher nimmt das Rhabdom nicht nur Lichtquellen wahr, die auf der optischen Achse liegen, sondern auch solche, die um bis zu φ_p /2 seitlich von dieser sind.

Wie muss ein Appositionsauge konstruiert sein, damit sein Auflösungsvermögen maximal wird? Diese Frage hat sich wohl als erster der Physiker FEYNMAN (1963) gestellt und auch stilgerecht – wie es sich für einen Nobelpreisträger geziemt – mit Extremwertmathematik beantwortet. Wir ersparen uns das, indem wir feststellen, dass im Idealfall $\varphi_p = \varphi_b$ gelten muss, denn wäre die physiologische Auflösung größer, als die physikalische, dann wäre die Rezeptorendichte unnötig hoch (besser als die physikalische Auflösung ist, kann ja das Auflösungsvermögen eines Auges nie werden); und wäre sie niedriger, wäre auch das Auflösungsvermögen des Auges geringer, als es sein könnte. Daher:

(4) $\lambda/d = d/r$ und

(5) $\lambda = d^2/r$

Man kann mit Gl. (5) z. B. überprüfen, ob das Komplexauge eines Tieres für maximale Auflösung konstruiert ist oder nicht. Bei den meisten untersuchten Tagtieren ist das erwartungsgemäß der Fall (LAND 1979), bei den nachtaktiven Tieren nicht. Man kann

mit ihr weiters untersuchen, welche Folgen eine Erhöhung des Auflösungsvermögens für die Konstruktion eines Appositionsauges hat. Wollen wir beispielsweise das Auflösungsvermögen verdoppeln (φ_p halbieren) müssen wir nach Gl (3) auch d verdoppeln. Aus Gl. (5): $r = d^2 / \lambda$ folgt, dass wir dann den lokalen Radius r des Auges vervierfachen müssen! Wollen wir gar ein Appositionsauge mit menschlichem Auflösungsvermögen konstruieren ($d \approx 2$ mm, λ nehmen wir der Einfachheit halber wieder mit 0.5 µm an), müssen wir diesem einen lokalen Krümmungsradius von 8 m zubilligen (siehe auch KIRSCHFELD 1976)! Welch Diskrepanz zwischen der einleitend erwähnten Beobachtung manche Libellen hätten ein nahezu dem Menschen entsprechendes Auflösungsvermögen und dieser Rechnung.

Sind wenigstens kleine Komplexaugen kleinen Linsenaugen irgendwie überlegen? FEYNMAN (1963) schließt nach seinen Kalkulationen: "Die Bedeutung des Facettenauges liegt darin, dass es keinen Raum einnimmt, es ist nur eine sehr dünne Schicht auf der Oberfläche der Biene". Er kommt zu diesem Schluss durch die irrige Annahme, ein Ommatidium sei lediglich eine Art Lichtröhre ohne dioptrischen Apparat. Tatsächlich bildet aber ein Ommatidium genauso ab, wie es ein Linsenauge tut, nur wird eben nur ein Bildpunkt ausgenutzt, weshalb auch jedes Ommatidium seinen eigenen dioptrischen Apparat braucht. Die Bürde dieser zusätzlichen dioptrischen Apparate (im Vergleich zum Linsenauge) schlägt sich durch zusätzliches Volumen zu Buche. Deswegen kommt SNYDER (1979) auch zu dem Schluss: "The compound eye covers a significantly greater surface area and consequently occupies a significantly greater volume" als das Kameraauge mit gleichem Auflösungsvermögen. Was umgekehrt auch bedeutet, dass bei gleichem Volumen das Appositionsauge ein wesentlich geringeres Auflösungsvermögen als das Linsenauge besitzt.

Das extrem ungünstige an der Konstruktion des Appositionsauges ist, dass nur ein Bildpunkt ausgenützt wird. Es gibt oder gab auch Appositionsaugen (eigentlich Linsenaugenkomplexe) die pro Einzelauge mehrere Bildpunkte wahrnehmen (*Limulus* beispielsweise etwa 16, manche Trilobiten hatten wahrscheinlich in jedem Einzelauge eine richtige Retina – siehe CLARKSON & LEVI-SETTI (1975)) und in diesem Fall gilt Gl. 5 nicht, und die "dioptrische Bürde" ist nicht gar so hoch.

Bildhelligkeit

Wir wollen uns im folgenden mit den Lichtsammeleigenschaften des Komplexauges beschäftigen. Allgemein hängt die Helligkeit des Abbildes H_B von der "Gegenstandshelligkeit" H_G, der Helligkeit der Außenwelt, ab. Und zwar sind H_G und H_B einander direkt proportional. Weiters wird die Bildhelligkeit H_B der Licht sammelnden Fläche des Auges direkt proportional sein. Beim Appositionsauge ist die Licht sammelnde Fläche die Oberfläche der Cornealinse. Sie ist daher proportional d^2, da d der Durchmesser des Ommatidiums an der Augenoberfläche ist. Also gilt:

(6) $$H_B = c\, H_G\, d^2,$$

wobei c eine Konstante ist. Nun interessiert uns aber weniger die Helligkeit des Abbildes als vielmehr die Helligkeit des perzipierten Bildpunktes h_B. Für h_B gelten im Prinzip die gleichen Abhängigkeiten wie für H_B. Nur wird für jeden Bildpunkt Licht aus einem bestimmten Bereich der Außenwelt perzipiert, der offenbar umso größer ist, je größer der physiologische Sichtwinkel φ_b des Rezeptors oder der perzipierenden Einheit ist. h_B ist

daher dem Quadrat von φ_b direkt proportional. Die mittlere Gegenstandshelligkeit im Sichtbereich der einzelnen perzipierenden Einheit bezeichnen wir mit h_G. Dann muss gelten:

(7) $h_B = c\, h_G\, d^2\, \varphi_b^2$

Wir nennen die Proportionalitätskonstante wieder c obwohl sie genau genommen einen anderen Wert hat als in Gl. 5. Gl. 7 hat nur dann Gültigkeit, wenn das einfallende Licht auf der gesamten Fläche der Licht perzipierenden Einheit wahrgenommen wird oder – falls die Einheit aus mehreren Rezeptoren besteht – diese gleichmäßig auf der Fläche dieser Einheit verteilt sind.

Wie kann sich das Auge an schlechte Lichtverhältnisse anpassen? Abgesehen von einer Empfindlichkeitssteigerung der Lichtsinneszellen, Tapetumbildung etc. kann weiters die Licht sammelnde Oberfläche vergrößert werden. Dies ist allerdings beim Appositionsauge unmöglich, weil sich d nicht verändern lässt. Weiters ist eine solche Anpassung dadurch möglich, dass man φ_b vergrößert (Gl. 7). Genau diesem Zweck soll die Pigmentwanderung im Appositionsauge dienen (STAVENGA 1979). Allerdings funktioniert das – wie oben bereits erwähnt – eben nur dann, wenn das gesamte nun aus einem größeren Winkel einfallende Licht zur Perzeption gelangt. Was es etwa im Auge von *Mantis religiosa* (einem Appositionsauge, bei dem man die Pigmentwanderung besonders deutlich sieht) nützt, wenn durch die Pigmentwanderung ein größerer Bildchenausschnitt an der Kristallkegelspitze nicht von Pigment abgeschirmt wird, wenn doch nur im Zentrum des Bildchens im Bereich des distalen Rhabdomendes Licht perzipiert wird, bleibt also fraglich.

Mit Hilfe von Gl. 7 können wir auch noch ein anderes Phänomen untersuchen. Es war bereits Exner 1891 bekannt, dass die Netzhaut der Insekten absolut dicker ist als die immerhin mehrschichtige Retina der Wirbeltiere. Da an geringe Lichtverhältnisse angepasste Wirbeltiere eine dickere Retina besitzen, läge es nahe anzunehmen, dass eben der Bau des Komplexauges nur ein vergleichsweise lichtschwaches Abbild zulässt und daher die Netzhaut sehr dick bzw. die Rhabdome entsprechend lang sein müssen. Wie groß ist die Bildpunkthelligkeit bei der Biene, wie groß ist relativ dazu die des Menschen? Wir machen uns die Feststellung FEYNMANS (1963) zu nutze, dass bei der Biene $\varphi_b = \varphi_p = \lambda/d$ ist (Gl. 3). Eingesetzt in Gl. 7 ergibt das:

(8) $h_B = c\, h_G\, \lambda^2$.

Gl. 8 gilt allgemein für jedes Auge, das für optimales Auflösungsvermögen konstruiert ist, auch für das des Menschen, bei dem im helligkeitsadaptierten Zustand ebenfalls $\varphi_b = \varphi_p$ gilt (in Gl. 3 und Gl. 7 wären zur Herleitung von Gl. 8 d durch den Pupillendurchmesser zu ersetzen. Man beachte bei der Interpretation von Gl. 8 zudem, dass ein Auge nur für eine bestimmte Wellenlänge optimal auflösend sein kann). Eine "augenspezifische" Größe ist in Gl. 8 nicht mehr enthalten und daher ist die Bildpunkthelligkeit beim Menschen und bei der Biene annähernd gleich groß (siehe auch KUNZE 1979). Warum ist dann aber die Netzhaut der Insekten so dick, bzw. warum sind deren Rhabdome so lang?

Die derzeit gültige Theorie zur Funktion des Appositionsauges lässt, wie wir gesehen haben, einige Fragen offen.

Superpositionsauge

Beim Superpositionsauge entwirft der dioptrische Apparat des Einzelauges ein aufrechtes Bild. Da hier die Retina in einiger Entfernung vom bilderzeugenden Apparat liegt und benachbarte Ommatidien optisch nicht isoliert sind, können sich die Einzelbildchen zu einem lichtstarken, aufrechten Bild überlagern (Superpositionsbild).

Die Qualität dieses Bildes hängt offenbar einerseits von der Qualität des Einzelbildes ab, andererseits aber von der Genauigkeit der Überlagerung. Zur Berechnung dieser Genauigkeit nahm Exner als Modell für die Dioptrik des Einzelauges das astronomische Fernrohr. Dieses besteht aus zwei Linsen, die so angeordnet sind, dass der Bildpunkt der einen der Gegenstandspunkt der zweiten ist. Es entsteht daher im Inneren des Fernrohrs ein verkehrtes Zwischenbild, während das Fernrohr als solches ein aufrechtes, reales Bild mit Brennpunkt im Unendlichen liefert. Weil Exner die Krümmung des Zwischenbildes vernachlässigte, unterschätzte er die Genauigkeit der Überlagerung. Vorausgesetzt, die Proportionen von dioptrischem Apparat des Ommatidiums und die des Gesamtauges sind aufeinander abgestimmt, ist eine nahezu perfekte Überlagerung möglich. Dazu muss gelten:

(9) $s/r = f_1 / (f_1 + f_2)$,

(EXNER 1891, KUNZE 1979), wenn s die Distanz zwischen Augenmittelpunkt und Superpositionsfocus, r der Komplexaugenradius ist und f_1 und f_2 die Brennpunktdistanzen im dioptrischen Apparat ("Fernrohr") sind. Für $f_1 = f_2$ gilt offensichtlich $s = r/2$.

Damit ist die Qualität des Gesamtbildes und letztlich auch dessen Auflösungsvermögen von der Qualität des Einzelbildes und dessen Auflösung abhängig. φ_p errechnet sich also auch beim Superpositionsauge nach Gl. 3 (SNYDER 1979). Dies ist natürlich nur dann der Fall, wenn es zu keiner Interferenz zwischen Lichtbündel kommt, die durch benachbarte dioptrische Apparate einfallen und damit zu keiner Änderung der Größe des Beugungsscheibchens. LAND (in WARRANT & NILSSON 2006) argumentiert so: "Although the superposition pupil is many times wider than an individual facet, this does not decrease the size of the Airy diffraction image, as it would if the aperture of a lens eye were increased. This is because the ray bundles from different facets travel different optical distances to the image (…) and so do not interfere constructively at the image point. The Airy disc diameter thus depends on the diameter of single facets, just as in apposition eyes." Stavenga 2006 erkennt den Fehler in dieser Argumentation, kann aber nicht zeigen, dass die Interferenz zwischen Lichtbündeln, die von den dioptrischen Apparaten benachbarter Ommatidien einfallen, positiv ist, nimmt dies aber an und damit auch eine positive Auswirkung auf das Auflösungsvermögen.

Die Bildpunkthelligkeit hängt offenbar additiv davon ab, wie viele Bilder von Einzelaugen an einer Position überlagert werden. Es gilt wieder Gl. 7, wobei allerdings d^2 durch die gesamte lichtsammelnde Oberfläche des Auges (Pseudopupille) zu ersetzen ist.

Ein dioptrischer Apparat (des Einzelauges) der optisch homogen wäre, hätte eine gewaltige sphärische Abberation. Es geht ja nicht – wie beim astronomischen Fernrohr – darum, einen Bildausschnitt von einem Grad abzubilden; der dioptrische Apparat des Ommatidiums muss Bildausschnitte von bis zu 40° möglichst verzerrungsfrei darstellen. Dazu muss er optisch inhomogen sein, wobei der Brechungsindex vom Rand zum Zentrum zunimmt (KUNZE 1979). Die Theorie der Abbildung durch optisch inhomogene

"Linsen" geht, neben Sigmund Exner (1891), auf Karl EXNER (1886) und MATTHIESSEN (1886) zurück.

Nach herrschender Ansicht funktionieren Appositions– und Superpositionsaugen nach völlig unterschiedlichen Prinzipien, und es ist daher mehr als erstaunlich, dass sich so leicht aus einem Appositions- ein Superpositionsauge entwickeln kann. Tatsächlich kommen beide Augentypen innerhalb derselben Insektenordnungen vor (z. B. Coleoptera und Lepidoptera), wobei das Superpositionsauge mehrmals unabhängig entwickelt wurde (und nicht nur von Nachttieren). Gelegentlich findet man beide Augentypen sogar innerhalb einer Familie (Cantharidae, Elateridae). Bei den Anisopteren sind sogar Teile des Auges als Superpositionsauge ausgebildet (der dorsale Bereich), andere hingegen als Appositionsauge (LABHART & NILSSON 1995).

Interferenz und mögliches Funktionsprinzip des Komplexauges

Aus wellenoptischer Sicht ist das Auge mehr als nur ein Lichtsammelapparat; es ist auch ein Interferometer, d. h. ein "Gerät" das aus dem Gangunterschied von Teilwellen die genaue Position einer Lichtquelle bestimmen kann, indem es die Teilwellen zur Interferenz bringt. Haben diese Teilwellen gleiche Intensität und eine Phasenverschiebung von λ/2 kommt es zur Auslöschung, haben sie keine Phasenverschiebung kommt es zur konstruktiven Interferenz (Verstärkung).

Ein Parabolspiegel beispielsweise ist so konstruiert, dass alle "Strahlen", die von einer im unendlichen und auf der Achse des Spiegels befindlichen Lichtquelle ausgehen, wenn sie im Brennpunkt angelangt sind, die gleiche Distanz zurückgelegt haben und daher dort auch alle in Phase sind. Oder, anders formuliert, durch den Parabolspiegel wird ein von der Lichtquelle ausgehender Wellenzug mit sich selbst im Brennpunkt zur Interferenz gebracht.

Nach dem gleichen Prinzip, aber im Detail doch anders, funktioniert die Linse: Entlang der optischen Achse hat das Licht vom Gegenstandspunkt zum Bildpunkt einen kürzeren Weg als seitlich davon. In Glas bewegt sich Licht langsamer als in Luft. Wenn man also Licht nahe der optischen Achse eine längere Strecke durch Glas laufen lässt als achsenfern, kann man erreichen, dass das Licht – obwohl auf unterschiedlichen Wegen verschiedener Länge laufend – an einem bestimmten Punkt, eben dem Brennpunkt – gleichzeitig ankommt und dort daher konstruktiv interferiert.

Beide – Parabolspiegel und Linse – haben gemeinsam, dass das auf unterschiedlichen Wegen vom Gegenstandspunkt zum Bildpunkt gelangende Licht dort zeitgleich ankommt und daher natürlich konstruktiv interferiert, weil alle Teilwellen bzw. Wellenteile in Phase sind.

Das von einer Lichtquelle zeitgleich ausgehende Licht wird auch dann an einem Punkt konstruktiv interferieren, wenn die einzelnen Wellenteile zu um das ganzzahlige Vielfache einer Periodendauer verschiedenen Zeiten ankommen, denn auch dann sind sie in Phase. Als Beispiel für ein optisches Instrument, das dieses Prinzip verwendet, sei die Fresnel Zonenplatte (FZP) genannt, die Licht dadurch fokussiert, dass sie um zλ/2 phasenverschobene Anteile ausblendet (z ist eine Ganzzahl) – diese Bereiche bilden konzentrische Ringe – oder für diesen Anteil einen λ/2 Phasensprung verursacht. Damit eine FZP funktionieren kann, müssen die Wegstreckendifferenzen der einzelnen Lichtbündel

im Bereich der Kohärenzlänge liegen: ein Atom einer Lichtquelle emittiert wie eine sehr kleine Antenne ein Lichtbündel. Diese Emission dauert etwa 10^{-8} Sekunden und das Wellenbündel hat eine Länge von ungefähr 3m. Nur in diesem Bereich kann es zu Interferenz von Wellenteilen kommen. Licht verschiedener Atome kann nicht zur Interferenz gebracht werden, weil die Emission ein Zufallsprozess ist und die ausgesendeten Bündel daher nicht in Phase sind. Das führt zu einer Verminderung der Kohärenzlänge. So werden in der Tageslichtphotographie mit FZPs üblicherweise acht bis zwanzig Zonen verwendet, was einer Kohärenzlänge einer entsprechenden Anzahl von Wellenlängen des verwendeten Lichts entspricht.

Das Komplexauge als Ganzes ist so konstruiert, dass das Licht in einem Abstand vom dioptrischen Apparat gebündelt wird, der kleiner ist als der Augenradius. Das bedeutet im Superpositionsauge, dass achsenferne Strahlen einen längeren Weg durch das stärker lichtbrechende Medium nehmen müssen als achsennahe (im Gegensatz zur Linse) und daher auch länger zum Bildpunkt (Fokus) brauchen, da sie ja im stärker lichtbrechenden Medium langsamer sind. Damit ist klar, dass dieser Augentyp nicht nach dem Prinzip einer Linse oder eines Spiegels (gleichzeitig emittiertes Licht kommt auch zeitgleich an) funktionieren kann, womit nur mehr das Prinzip, nachdem die Zonenplatte arbeitet, übrig bleibt.

Wir müssen also untersuchen, wie groß der Weglängenunterschied von Wellenzügen ist, die in realen Superpositionsaugen von den dioptrischen Apparaten benachbarter Ommatidien auf einen Bildpunkt auf der Retina geleitet werden (siehe auch LAND 1984, sowie STAVENGA 2006 für *Ephestia kühniella* und *Phalaenoides tristifica*). Wir wählen dazu das Auge eines mehr als mittelgroßen Schwärmers (*Sphinx ligustri*) mit einem Durchmesser von 4 mm (r=2mm), einer nahezu halbkugelförmigen Gestalt und einem Ommatidienwinkel α=d/r von etwa einem Grad (tatsächlich ist er etwas kleiner, $0{,}86^0$, wegen d≈30 µm; die Messung erfolgte mit einem Zeiss Stemi 2000 Mikroskop). Durchmesser und Augengestalt wurden mithilfe eines Musters von konzentrischen Ringen bekannten Durchmessers bestimmt. Von diesem Auge wissen wir außerdem (aus einer Abbildung von Exner 1889), dass das Bild bei r/2 entsteht (b_0=1mm).

Wir bezeichnen die Entfernung: Gegenstandspunkt zur Augenaußenfläche in der optischen Achse als Gegenstandsweite g_0. Die Distanz zwischen Augenaußenfläche und Bildpunkt in der optischen Achse sei b_0 (Abb. 1). Wir wollen den Lichtweg b_0+g_0 (optische Achse des Gesamtauges) mit dem Lichtweg durch das benachbarte Ommatidium b_1+g_1 vergleichen, wobei die beiden optischen Achsen der Ommatidien den Winkel α_1 einschließen. Wir ermitteln $\Delta_{01} = b_1-b_0+g_1-g_0$. Dazu berechnen wir zunächst die beiden Hilfsgrößen h_1 und k_1 (Abb. 1):

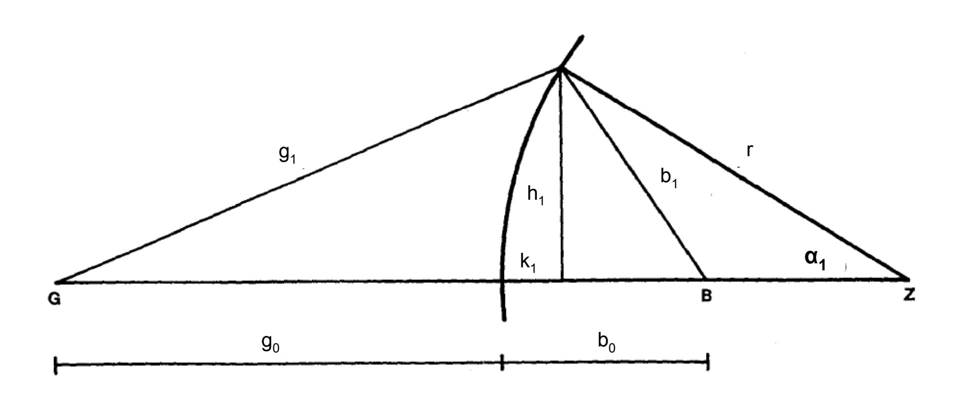


Abb. 1: Unterschied der Weglänge zweier Wellenteile, die vom Gegenstandspunkt über den dioptrischen Apparat benachbarter Ommatidien zum Bildpunkt gehen. G: Gegenstandspunkt; B: Bildpunkt; g_0: Gegenstandsweite; b_0: Bildweite; Z: Krümmungszentrum des dioptrischen Apparats; r: Krümmungsradius des dioptrischen Apparats; g_0+b_0: Lichtweg in der optischen Achse. g_1+b_1: Lichtweg durch das benachbarte Ommatidium.

(10) $h_1 = r \sin \alpha_1$.

(11) $k_1 = r(1-\cos \alpha_1)$.

Mit dem Pythagoräischen Lehrsatz kommen wir zu dem Ansatz:

(12) $g_1^2 = h_1^2 + (g_0+k_1)^2$ und

(13) $b_1^2 = h_1^2 + (b_0-k_1)^2$,

und nach Einsetzen von Gl.10 und 11:

(15) $g_1^2 = r^2 \sin^2\alpha_1 + (g_0 + r(1-\cos\alpha_1))^2$ bzw.

(16) $b_1^2 = r^2 \sin^2\alpha_1 + (b_0 - r(1-\cos\alpha_1))^2$.

Unter Verwendung von $\sin^2\alpha_1 + \cos^2\alpha_1 = 1$ erhalten wir letztlich:

(17) $g_1^2 = g_0^2 + 2r(1-\cos\alpha_1)(r+g_0)$ und

(18) $b_1^2 = b_0^2 + 2r(1-\cos\alpha_1)(r-b_0)$.

Für g_0=100mm, b_0=1mm, r=2mm und $\alpha_1=1°$ erhalten wir Δ_{01} = 615nm; für g_0 nach unendlich resultiert $\Delta_{01} = k_1 + b_1 - b_0$ = 609 nm. Die Wegdifferenz ist also im Bereich der Wellenlängen des für Insekten sichtbaren Lichts und es ist daher in Übereinstimmung mit STAVENGA (2006) sicher, dass es zwischen den Teilwellen, die durch benachbarte Ommatidien zum Bildpunkt gehen, zu Interferenz kommt (wir haben vernachlässigt, dass die Wellenlänge des Lichts im wässrigen Augenmilieu kleiner ist, aber an der Größenordnung ändert das nichts).

Zonensphäre und Komplexauge

Licht, das vom Gegenstandspunkt G ausgeht, wird konstruktiv in B interferieren, wenn die Teilwellen alle zu um das ganzzahlige Vielfache einer Periodendauer verschiedenen Zeiten im Bildpunkt B ankommen. Im einfachsten Fall (optisch homogenes Medium) bedeutet das, dass die Lichtwege alle eine Längendifferenz von $z\lambda$ aufweisen müssen (z ist eine ganze Zahl größer gleich Null). Dazu muss verhindert werden, dass Licht mit einem Gangunterschied von $\lambda(z+1/2)$ zum Bildpunkt kommt, weil sonst Auslöschung die Folge ist (und daher B kein Bildpunkt ist).

Die Fresnelsche Zonenplatte ist eine Licht abschirmende ebene Fläche mit lichtdurchlässigen "Zonen", konzentrischen Ringen gleicher Fläche, um eine ebenfalls lichtdurchlässige zentrale Kreisfläche mit gleicher Fläche wie die Ringe. Die Zonen müssen einen bestimmten Abstand vom Zentrum aufweisen, damit die Forderung, dass alle Lichtwege einen Gangunterschied von $z\lambda$ haben, erfüllt ist. Lichtwege mit einem Gangunterschied von $\lambda(z+1/2)$ werden jeweils abgeschirmt. Dies ist das Funktionsprinzip der Zonenplatte in einfachster Version. Die Zonenplatte bildet nur nahe der optischen Achse korrekt ab.

Ein erster Schritt auf dem Weg zu einem Auge, das nach dem Prinzip der Zonenplatte (FZP) funktioniert, liegt in der Erkenntnis, dass die Zonen"linse" nicht unbedingt eine ebene Fläche sein muss, sie kann auch Teil einer Kugelfläche sein. Für die Funktion macht das keinen prinzipiellen Unterschied. HRISTOV et al. (2002) haben sogar zeigen können, dass Zonensphären eine bedeutend höhere Lichtsammeleffizienz aufweisen als eine FZP.

Sei der Krümmungsradius der Zonensphäre r, der Lichtweg vom Gegenstandspunkt zur z-ten Zone sei g_z, der Lichtweg von der z-ten Zone zum Bildpunkt b_z. Die Anordnug entspricht wieder Abb. 1, nur dass der spezielle Index 1 durch den allgemeinen z zu ersetzen ist. Die gekrümmte Zonensphäre kann nur funktionieren, wenn für alle z gilt:

(19) $$\Delta_{0z} = g_z-g_0 + b_z-b_0 = \lambda z \qquad (z \in N_0)$$, woraus folgt:

(20) $$(h_z^2+(g_0+k_z)^2)^{1/2} -g_0+ (h_z^2+(b_0-k_z)^2)^{1/2} -b_0 = \lambda z$$

Wir konzentrieren uns jetzt auf den "Nahbereich" der optischen Achse. Dies ist berechtigt, weil $\lambda<<b_0,g_0$ und daher im allgemeinen auch h_z klein ist. Wir können dann folgende Näherungen verwenden:

(21) $$(h_z^2+(g_0+k_z)^2)^{1/2} \approx (g_0+k_z)\left(1+\frac{h_z^2}{2(g_0+k_z)^2}\right)$$ bzw.

(22) $$(h_z^2+(b_0-k_z)^2)^{1/2} \approx (b_0-k_z)\left(1+\frac{h_z^2}{2(b_0-k_z)^2}\right)$$,

wie man mittels Taylor- bzw. MacLaurin Reihenentwicklung zeigen kann. Weiters gilt natürlich, dass wenn h_z klein ist, auch α_z klein sein muss und daher können wir nähern:

$\sin \alpha_z \approx \alpha_z$, wenn wir in Radiant rechnen (sonst gilt Proportionalität: $\sin \alpha_z \approx \alpha_z\pi/180$). Weiters muss dann $1-\cos \alpha_z$ eine sehr kleine Zahl sein.

Unter Verwendung der Näherungen 21 und 22 erhalten wir nach einigen Rechenschritten (aus Gl. 20):

(23) $$h_z^2=2\lambda z\,(1/(g_0+k_z) + 1/(b_0-k_z))^{-1}.$$

$k_z = r(1-\cos \alpha_z)$ (siehe auch Gl. 11) ist aber im Vergleich zu g_0 und b_0 vernachlässigbar klein.

$h_z = r \sin \alpha_z$ (siehe auch Gl. 10) lässt sich durch $h_z \approx r\alpha_z$ ersetzen. So erhalten wir schließlich:

(24) $\alpha_z^2 = (2\lambda z/r^2)(1/g_0+1/b_0)^{-1}$.

Gl. 24 ist die "Abbildungsgleichung" der Zonensphäre. Wir werden sie später noch genauer besprechen. Aus Gl. 24 folgt:

(25) $\alpha_z = \alpha_1 (z)^{1/2}$ mit $\alpha_1^2 = (2\lambda/r^2)(1/g_0+1/b_0)^{-1}$.

Gl. 25 ist unsere Konstruktionsvorschrift.

Ähnlich wie das für die FZP gilt, dürfte auch einen Zonensphäre im achsenfernen Bereich schlecht abbilden. Will man trotzdem eine gutes Gesamtbild erhalten, sollte man auf eine bevorzugte Achse verzichten und damit auf konzentrische Ringe oder andere zentrische Figuren als Lichtdurchlass. Wir müssen ein polyzentrisches Muster finden – am einfachsten aus kleinen Löchern als Lichtdurchlass bestehend – mit der Eigenschaft, dass von **jedem** dieser Löcher aus gesehen alle anderen Löcher so stehen, dass sie Gl. 25 erfüllen. Die nächsten stehen also auf der gekrümmten Fläche so, dass ihre optischen Achsen einen Winkel α_1 einschließen. Die weiter weg stehenden haben einen Winkelabstand, der dem Produkt aus diesem Einheitswinkel und der Wurzel einer positiven Ganzzahl entspricht.

Welches Muster erfüllt diese Bedingung? Wir holen uns Inspirationshilfe vom Komplexauge. Dessen Oberfläche besteht meist aus einem Muster gleichseitiger, gleich großer Sechsecke (Cornealinsen) und die Zentren dieser Sechsecke (durch sie läuft die optische Achse des Einzelauges und damit auch der Lichtdurchlass) sind wiederum Eckpunkte gleichseitiger, gleich großer Dreiecke (Abb. 2). Wir positionieren also unsere Löcher auf die Eckpunkte eines Musters aus gleichseitigen Dreiecken, wie es Abb. 2 zeigt.

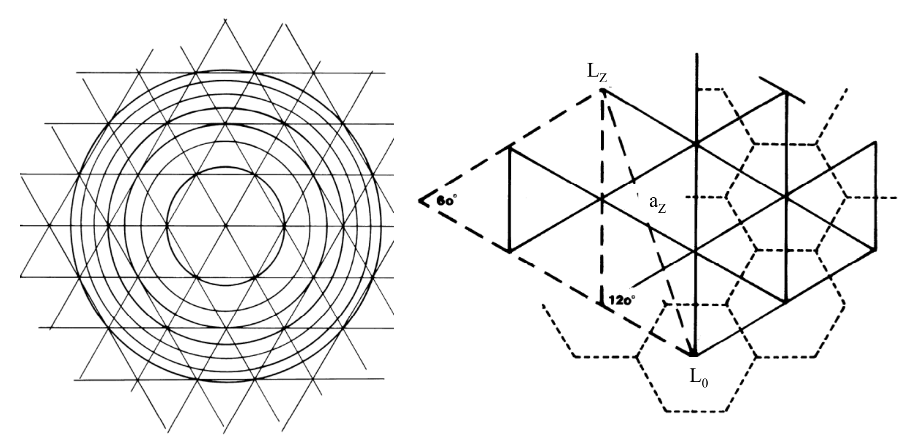


Abb. 2: Die Eckpunkte eines Musters aus gleichseitigen Dreiecken liegen auf den Zonen einer FZP und bilden die Zentren eines Musters aus gleichseitigen Sechsecken. Die Berechnung der Strecke a_z für z = 7, (m=1, n=2 nach Gl. 27 bzw. m=3, n=2 nach Gl. 26) Nähere Erläuterungen siehe Text.

Wir wollen nun feststellen, ob das Muster, das die optischen Zentren der Einzelaugen bilden, Gl. 25 erfüllt. Wir tun dies abermals für einen "Nahbereich", also in einem kleinen Bereich des Auges, den wir uns annähernd plan vorstellen können. Dann wird aus dem Einheitswinkel α_1 eine Einheitsstrecke a_1. a_1 ist die Entfernung zweier Eckpunkte bzw. die Länge der Seite eines Einheitsdreiecks. Wir kommen von jedem Loch zu jedem beliebigen anderen, indem wir eine Anzahl m von Einheitsstrecken in eine Richtung gehen, dann einen Winkel von 120° einschlagen (Abb. 2) und dann die neue Richtung n Einheitsstrecken entlanglaufen. Die kürzeste Distanz a_z zwischen den Löchern L_0 und L_z ergibt sich dann aus dem Kosinussatz:

(26) $$a_z^2 = (a_1 m)^2 + (a_1 n)^2 - 2a_1^2 mn \cos 120$$

mit $n,m \in N_0$. Da cos 120 = -1/2 finden wir:

(27) $$a_z = a_1 (m^2+n^2+mn)^{1/2}$$

(m^2+n^2+mn) ist genau wie $z \in N_0$ (es **ist** unser z). D. h. im Nahbereich jedes Lochs erfüllt das beschriebene Muster tatsächlich die durch Gl. 25 beschriebene Bedingung. Wir können also eine gekrümmte Zonenlinse mit diesem Muster konstruieren und sie würde nicht nur funktionieren, sondern – da sie so viele optische Achsen hat wie Löcher – auch richtig abbilden.

Auf dem gleichen Muster kann man übrigens auch noch auf andere Weise von jedem Punkt zu jedem gelangen, nämlich indem man ein paar Einheitsstrecken in eine Richtung geht, dann einen Winkel von 60° einschlägt und dann wieder ein paar Einheitsstrecken entlanggeht (Abb. 2). Mit cos 60° statt cos 120° ergibt Gl. 26:

(28) $$a_z = a_1 (m^2+n^2-mn)^{1/2},$$

und auch (m^2+n^2-mn) ist Element aus N_0 und erfüllt daher die Bedingung nach Gl. 25. Der cos 120° in Gl. 26 lässt sich auch noch durch cos 0 = 1 oder cos 180 = -1 ersetzen, denn auch m^2+n^2-2mn und m^2+n^2+2mn sind $\in N_0$. Man bewegt sich dann eben nur auf einer Linie und natürlich ist auch dann die Bedingung von Gl. 25 erfüllt. Eine derartige Anordnung findet man im Zentralband des Auges von Stomatopoda. Interessanter ist der Ersatz von cos 120° in Gl. 26 durch cos 90° = 0. Dies ergibt:

(29) $$a_z = a_1 (m^2+n^2)^{1/2}$$

und m^2+n^2 ist ebenfalls Element aus N_0. Es gibt also ein zweite Möglichkeit, die Löcher so anzuordnen, dass im Nahbereich jedes Lochs die durch Gl. 25 beschriebene Bedingung erfüllt ist. In diesem Fall sind die Löcher Eckpunkte eines Musters aus gleich großen Quadraten. Dies ist deshalb so interessant, weil es tatsächlich bei malacostracen Krebsen Komplexaugen mit quadratischer Musterung gibt (wo auch die Zentren der Ommatidien ein quadratisches Muster bilden). Auch bei dieser Anordnung können die Ommatidien zum Zweck der Interferometrie zusammenarbeiten.

Andere als die bis jetzt beschriebenen Möglichkeiten, den Wert für den Kosinus so zu variieren, dass der rechtsseitige Ausdruck von Gl.26 dividiert durch a_1 stets Element aus N_0 ist, gibt es nicht.

Probleme der vorliegenden Hypothese

Wir haben bislang eine trigonale, sphärische Lochmaske, die offenbar Licht sammeln kann, wobei sie unter jedem Loch eine optische Achse aufweist. Allerdings füllt ein flächendeckendes Muster aus gleichseitigen Dreiecken nur die Ebene lückenlos, für mehr als 20 Dreiecke (Ikosaeder) aber nicht die Kugeloberfläche. Abweichungen von der idealen Position sind im achsennahen Bereich sicherlich gering aber die achsenfernen Löcher sind nicht mehr im richtigen Abstand. Hier wirkt sich u. U. auch die Begrenzung der Kohärenzlänge aus. Das achsenferne Licht muss daher abgeschirmt werden und zwar für jede der optischen Achsen. Das ist durch eine Pigmentanordnung, wie sie Abb. 3 zeigt möglich.

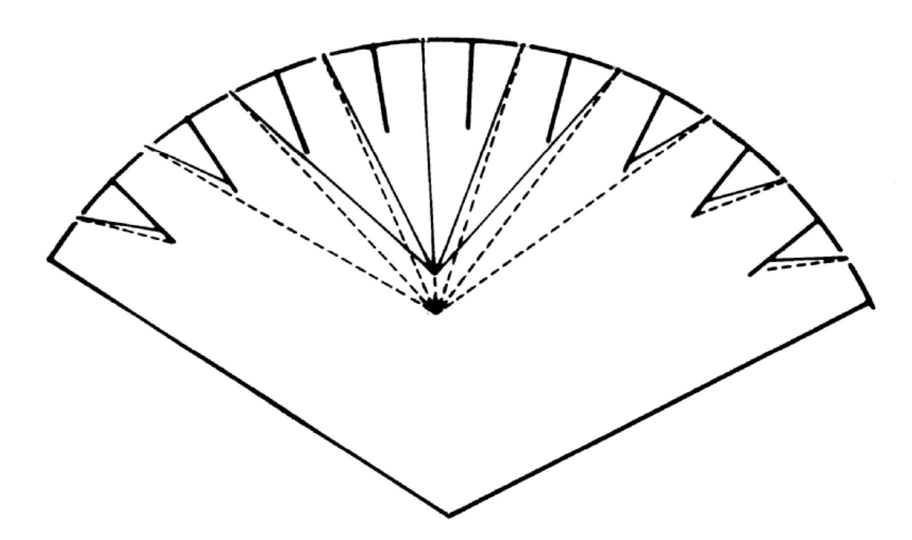


Abb. 3: Querschnitt durch eine Zonensphäre mit vielen optischen Achsen. Für eine davon wird gezeigt, wie eine zwischen den Löchern radial verlaufende Pigmentanordnung das Licht von achsenfernen Löchern abschirmt.

Die abschirmenden Pigmente sollten dabei für verschiedene Wellenlängen verschieden tief in die Zonensphäre reichen (Abb. 3). Die zu einer optischen Achse gehörende Licht sammelnde Sphärenoberfläche wird im folgenden als Pseudopupille bezeichnet.

Das Lochmuster ist zwar zur Interferometrie geeignet, hat gegenüber den Ringzonen aber den Nachteil, dass es eine wesentlich geringere Licht fokussierende Gesamtfläche aufweist. Es wurde bereits erwähnt, dass es phasenmodulierende FZPs gibt, die das gesamte Licht im Zonen- und Zwischenzonenbereich nutzen. Ähnliches ist auch für die trigonale Lochmaske denkbar, bei der die Phasenmodulation einem hexagonalen Muster folgen müsste. Ob die Cornealinse des Ommatidiums diese Funktion tatsächlich erfüllen kann, wird im Rahmen dieser Arbeit nicht genauer untersucht, einige Gedanken dazu sollen aber erörtert werden: Linsen, deren Brechungsindex zur Achse hin kontinuierlich zu-

nimmt und die lange genug sind, fokussieren Licht in ihrem Inneren (EXNER 1886). Die Cornealinsen der Ommatidien der Komplexaugen von Insekten und Krebsen sind derartige Exner-Linsen. Innerhalb dieses Linsenzentrum-Brennpunktes ist das Licht natürlich in Phase und kann als Ausgangspunkt einer Huygensche Elementarwelle angesehen werden. Vorausgesetzt sie haben die korrekte Lage zueinander, kann das Licht dieser Punkte an der Retina konstruktiv und ohne wesentliche Verluste interferieren. Es wird also das gesamte auf die Pseudopupille fallende Licht genutzt. Innerhalb der Exner-Linse entsteht der Brennpunkt natürlich nicht genau auf der Linsenachse. Weil dort ein verkehrtes Bildchen entsteht, ist der Brennpunkt etwas weiter von der Achse Gegenstandspunkt – Bildpunkt an der Retina entfernt als das Ommatidienzentrum, wenn es sich nicht um das zentrale Ommatidium handelt. Das könnte sogar günstig sein, weil die Abbildungsgleichung (Gl. 24) nur eine Näherung ist und das optimale α_z etwas größer ist als durch Gl. 24 bestimmt (für r = 2mm, b_0 = 1mm, λ = 0.5µm und $g_0 = \infty$ ergibt sich aus Gl. 24 z. B. $\alpha_4 = 1.8119$. Ideal wäre hingegen $\alpha_4 = 1.8122$. Die Abweichung zwischen Ideal- und näherungsweise berechneter Position bewegt sich für α_z von weniger als 3.6° im Bereich von tausendstel Graden).

Abbildungseigenschaften

Gl. 24 beschreibt die Abbildung durch eine Zonensphäre, unabhängig davon, ob sie eine oder viele optische Achsen hat. Für eine Linse gilt hingegen die Abbildungsgleichung:

(30) $1/f = 1/g_0 + 1/b_0$,

wobei f die Brennweite, g_0 die Gegenstandsweite und b_0 die Bildweite ist. Zunächst folgt aus Gl. 24 und der Abbildungsgleichung 30, dass eine Änderung der Gegenstandsweite bei der gekrümmten Zonenlinse analoge Konsequenzen für die Änderung der Bildweite hat wie bei der normalen Linse. Speziell folgt aus Gl. 30 für $g_0 = \infty$:

(31) $b_0 = f$,

für die Linse, wobei f dem Krümmungsradius r der Linse proportional ist. Andererseits ist auch der Pupillendurchmesser eines Linsenauges proportional r, denn größer als der Linsendurchmesser kann auch der Pupillendurchmesser nicht sein. Daher: die Bildweite b_0 ist dem Pupillendurchmesser proportional.

Aus der Annahme, g_0 sei unendlich, folgt für die Zonensphäre (G. 25; wir nehmen z=1 an):

(32) $b_0 = \alpha_1^2 r^2 / 2\lambda$

Die Bildweite ist also dem Quadrat des Zonenaugenradius proportional und da der Pseudopupillendurchmesser (bei gleichem maximalen z, wie sich aus Gl. 25 und der Proportionalität zwischen Kreisumfang und Radius ergibt) wiederum proportional zu r ist, folgt daraus, dass die Bildweite der Pseudopupillenfläche proportional ist.

Wann sollte man ein Linsenauge verwenden, wann ein Komplexauge das als Zonensphäre mit vielen optischen Achsen funktioniert? Generell gilt, dass größere Augen leistungsfähiger sind. Je größer die Pupille oder Pseudopupille, desto größer das physikalische Auflösungsvermögen und auch die Lichtsammelleistung. Andererseits ist dann wegen der geringeren Linsen bzw. Zonenflächenkrümmung b_0 größer und daher

auch das Volumen des Auges. Ideal ist jeweils jenes Auge, das bei maximal großer Pupille oder Pseudopupille ein möglichst kleines b_0 – und daher auch Volumen – aufweist.

Gehen wir nun von zwei Augen – einem Kameraauge und einem Komplex- bzw. Zonenauge – mit identischer Pseudopupillen- bzw. Pupillengröße und identischem b_0 aus. Wenn in beiden Augen das physiologische dem physikalischen Auflösungsvermögen entspricht und maximal ist, sind beide Augen gleich gut.

Wie ist die Situation, wenn wir nun zwei Augen mit doppelt so großem Pupillen- bzw. Pseudopupillendurchmesser wählen? Dann ist im Linsenauge b_0 doppelt, im Zonenauge viermal so groß, wie bei unseren "Ausgangsaugen". Kein Zweifel: das Linsenauge ist dem Zonenauge überlegen.

Wenn wir nun andererseits halb so große Augen mit halb so großem Pupillen- bzw. Pseudopupillendurchmesser wählen, ist im Linsenauge b_0 halb so groß wie im Ausgangsauge, im Zonenauge aber nur noch ¼ so groß. Diesmal ist also das Zonen- bzw. Komplexauge überlegen. Wenn wir annehmen, dass sich gerade im Bereich große Libellen – sehr kleine Vögel Überschneidungen in der Größe von Pseudopupillen und Pupillen ergeben, wird von der vorgelegten Theorie her verständlich, warum kleinere Tiere meistens Komplexaugen, größere aber fast ausschließlich Linsenaugen besitzen. Aus der gängigen Theorie folgt das hingegen nicht.

Kann die vorliegende Theorie erklären, warum die Netzhautdicke der Insekten- und Krebsaugen so groß ist? Das liegt daran (Gl. 32), dass b_0 in viel höherem Ausmaß von der Wellenlänge λ des Lichts abhängig ist als das bei einer normalen Linse der Fall ist und das Zonenauge weist daher eine erhebliche chromatische Aberration auf (was sich auf die Kohärenzlänge positiv auswirkt). Die Rezeptoren müssen deshalb auch erheblich länger sein als das beim Linsenauge der Fall ist. Beispielsweise ist für $\alpha_1=1°$ (also $\pi/180$), $r=2000\mu m$ und $\lambda=0{,}4\mu m$, $b_0=1500\mu m$. Für die größere Wellenlänge von z. B. $\lambda=0{,}8\mu m$ erscheint das Bild näher an der Augenoberfläche: $b_0=760\mu m$. Das Rhabdom muss also in diesem Fall wenigstens einen dreiviertel Millimeter lang sein, bei ausgedehnterer spektraler Empfindlichkeit entsprechend länger.

Aus Gl. 32 folgt auch noch, dass b_0 (wie schon beim Vergleich mit dem Linsenauge besprochen) mit dem Quadrat des Sphärenradius r zunimmt. Bei einer Zonensphäre von 1mm Radius wäre b_0 für $\lambda=0{,}8\mu m$ nur mehr 1/4 so lange, d. h. 190 µm und das bedeutet, dass für kleine Augen mit guter Wahrnehmung im langwelligen Bereich der Abstand zwischen dioptrischem Apparat und Retina so klein wird, dass man nicht mehr ohne weiteres zwischen Appositions- und Superpositionsauge unterscheiden kann. Es ist demnach anzunehmen, dass gar nicht zwei verschiedene Augentypen existieren, sondern lediglich einer, der aber bei monochromatischen Nachtaugen und sehr großen Augen den charakteristischen Abstand zwischen dioptrischem Apparat und Retina entwickelt. Damit diese Annahme stimmen kann, muss aber das Pigmentschild um die Rhabdome teildurchlässig sein: distal für langwelliges, proximal für kurzwelliges Licht. Tatsächlich ist das beobachtet worden (ARIKAWA & STAVENGA 1997). Damit wäre jedenfalls zu verstehen, warum die Evolution den einfachen Weg, die Leistung eine Appositionsauges zu erhöhen, indem die Cornealinsen vergrößert werden und sich nun mehr Rhabdome bzw. Rhabdomere im Ommatidium entwickeln, so dass jedes Ommatidium eine eigene Retina besitzt, nicht gegangen ist.

Wie wirkt es sich aus, wenn das Auge bzw. die Zonensphäre einen anderen Brechungs-

index und damit eine andere Lichtgeschwindigkeit aufweist, als das umgebende Medium? Dazu formulieren wir in Anlehnung an Gl. 19:

$$(33) \qquad \Delta_{0z} = (g_z - g_0)/v_g + (b_z - b_0)/v_b = \tau z,$$

wobei v_g die Lichtgeschwindigkeit in der Außenwelt (Gegenstandswelt) ist und v_b die im Auge (der Bildwelt). τ ist die Periodendauer des Lichts. Unter Verwendung der Näherungen 21 und 22 erhalten wir:

$$(34) \qquad h_z^2 = 2\tau z \left(\frac{1}{v_g\, g_0} + \frac{1}{v_b\, b_0} \right)^{-1}.$$

Der Vergleich mit Gl. 23 und 24 zeigt, dass die Abbildungseigenschaften im Prinzip gleich bleiben und dass weiterhin Gl. 25 gilt, wenn auch α_1 einen geringfügig anderen Wert annimmt. Unsere bisherigen Überlegungen bleiben daher auch gültig, wenn das Auge eine andere optische Dichte hat, als das umgebende Medium.

Die vorliegende Hypothese vermag lediglich über das physikalische Auflösungsvermögen einer Zonensphäre mit vielen optischen Achsen Aussagen zu treffen (wenn z.B. das Auge eines großen Schwärmers über einen Bereich von sieben Grad Licht sammeln und zur Interferenz bringen kann, beträgt der Durchmesser der Pseudopupille etwa 0.49 mm. Daraus resultiert ein physikalischer Auflösungswinkel von etwa 4' bis 5'), nicht aber über das physiologische (bei dem gleichen Tier beträgt der Winkel, den zwei benachbarte Ommatidien einschließen, etwa 0,9°, wobei allerdings gerade bei dieser Tiergruppe mehrere Rhabdome zu einem Ommatidium zählen können und diese im Querschnitt sternförmig erscheinen, beides Eigenschaften, die in Zusammenhang mit dem physiologischen Auflösungsvermögen stehen könnten). Um auch fundierte Ansichten zu diesem Thema zu entwickeln, ist es erforderlich, den dioptrischen Apparat im Computer zu modellieren und ein Künstliches Neuronales Netz an die Stelle der Retina zu setzen. Erst dann wird sich zeigen, ob die physiologische Auflösung der physikalischen entsprechen kann.

Zusammenfassung

Im vorliegenden Artikel wird die Möglichkeit erörtert, dass das Komplexauge nach dem gleichen wellenoptischen Prinzip abbildet, wie die Fresnel'sche Zonenplatte, deren Funktionsprinzip sich grundsätzlich von dem üblicher Linsen und Parabolspiegel unterscheidet. Die Konstruktion letzterer ermöglicht, dass von einem Gegenstandspunkt zu einer bestimmten Zeit ausgehendes, auf verschiedenen Wegen zum Bildpunkt gelangendes Licht dort zeitgleich ankommt, daher in Phase ist und konstruktiv interferiert. Im Gegensatz dazu weisen bei der Fresnel'schen Zonenplatte alle Teilwellen zueinander einen Gangunterschied auf, der dem ganzzahligen Vielfachen der Periodendauer des emittierten Lichts entspricht. Sie sind daher im Bildpunkt ebenfalls in Phase.

Ausgehend von der Fresnelschen Zonenplatte, die nur in der optischen Achse Licht sammelt, wird ein hypothetischer optischer Apparat entworfen, der nach dem gleichen wellenoptischen Prinzip funktioniert, aber ein korrektes Abbild liefert. Es wird gezeigt, dass dieser optische Apparat – soweit der Stand der Forschung diese Aussage erlaubt – in allen wesentlichen Eigenschaften und Größenordnungen mit dem Komplexauge übereinstimmt. Die Abbildungsgleichung wird erörtert. Sollte das Komplexauge tatsächlich als sphärische Zonenplatte funktionieren, würde das bedeuten, dass das physikalische Auflösungsvermögen dieses Augentyps von der herkömmlichen Theorie stark unterschätzt wird.

Literatur

ARIKAWA K. & D.G. STAVENGA (1997): Random array of color filters in the eyes of butterflies. — The journal of Experimental Biology **200**: 2501-2506.

CLARKSON E.N.K. & R. LEVI-SETTI (1975): Trilobite eyes and the optics of Descartes and Huygens. — Nature **254**: 663-667.

EXNER K. (1886): Zur Linsenformel. Linsenwirkung nicht homogener Körper. — Ann. f. Physik und Chemie **XXVII**: 111-117.

EXNER S. (1989): Die Physiologie der facettirten Augen von Krebsen und Insecten. — Leipzig-Wien, Franz Deuticke, 1891, 219 pp. (Neuauflage in englischer Sprache: Berlin-Heidelberg: Springer-Verlag).

FEYNMAN R.P. (1963): Vorlesungen über Physik, Band **1**. — München-Wien: Ouldenbourg, 1987, 748 pp.

HORRIDGE G.A. (1977): The Compound Eye of Insects. — Sci. Am. **237**: 108-120.

HRISTOV H.D., KAMBUROV L.P. & J.R. URUMOV (2002): Comparison on focusing characteristics of curvilinear Fresnel Zone Plates. — URSI (International Union of Radio Science).

JURZITZA G. (1988): Welche Libelle ist das? Die Arten Mittel- und Südeuropas. — Stuttgart: Franckh, 191 pp.

KAESTNER A. (1972): Lehrbuch der Speziellen Zoologie, Band I: Wirbellose, 3. Teil A & B. —Jena: Gustav Fischer Verlag, 272 bzw. 907 pp.

KIRSCHFELD K. (1976): The resolution of lens and compound eyes. — In: ZETTLER F. & R. WEILER (eds), Neural principles in vision, Berlin-Heidelberg-New York: Springer, pp. 354-370.

KUNZE P. (1979): Apposition and Superposition Eyes. — In: AUTRUM H. (ed.), Handbook of Sensory Physiology Vol. **VII**/6A, Berlin, Heidelberg, New York: Springer, pp 441-503.

LAND M.F. (1979): Optics and Vision in Invertebrates, — In: AUTRUM H. (ed.), Handbook of Sensory Physiology Vol. **VII**/6B, Berlin, Heidelberg, New York: Springer, pp 471-592.

LABHART T. & D.-E. NILSSON (1995): The dorsal eye of the dargonfly Sympetrum: specializations for prey detection against the blue sky. — J. Comp. Physiol. A **176**: 437-453.

LAND M.F. (1984): The resolving power of diurnal superposition eyes measured with an ophthalmoscope. — J. Comp. Physiol. A **154**: 515-533.

MALZ H. & H. SCHRÖDER (1979): Fossile Libellen – biologisch betrachtet. — Kleine Senckenberg-Reihe Nr. **9**, 45 pp. Frankfurt: Verlag Waldemar Kramer, 45 pp.

MATTHIESSEN L. (1886): Ueber den Strahlendurchgang durch coaxial continuierlich geschichtete Cylinder mit Beziehung auf den physikalisch optischen Bau der Augen verschiedener Insekten. — Repert. d. Physik **XXII**: 333-353.

MÜLLER J. (1826): Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinns des Menschen und der Thiere nebst einem Versuch über die Beweghungen der Augen und über den menschlichen Blick. — Cnobloch, Leibzig.

SNYDER A.W. (1979): Physics of Vision in Compound Eyes. — In: AUTRUM H. (ed.), Handbook of Sensory Physiology Vol. **VII**/6A. Berlin, Heidelberg, New York: Springer, pp. 225-313.

STAVENGA D.G. (2006): Partial coherence and other optical delicacies of lepidopteran superposition eyes. — The Journal of Experimental Biology **209**: 1904-1913.

WARRANT E. & D.-E. NILSSON (2006) (eds): Invertebrate Vision. — Cambridge University Press.

Anschriften der Verfasser: Wolfgang TIEFENBRUNNER
Bundesamt für Weinbau
Gölbeszeile 1
A-7000 Eisenstadt, Austria
E-Mail: w.tiefenbrunner@bawb.at

Astrid TIEFENBRUNNER & Martin TIEFENBRUNNER
Logistic Management Service
Rosenstrasse 7
D-80331 Munich, Germany

Andreas WAHRA
Amt der Burgenländischen Landesregierung
Europaplatz 1
A-7000 Eisenstadt, Austria